Œcol. Plant., 1977, **12** (4), 323-341.

Structure et évolution des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. en forêt de Fontainebleau

A. FAILLE et M. FARDJAH

Laboratoire d'Écologie végétale,
Université de Paris-Sud, 91405 *Orsay*

RÉSUMÉ

Le « roseau des bois », *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. colonise densément des surfaces parfois étendues dans les clairières et les coupes de la forêt de Fontainebleau. Il émet là, dans l'horizon humifère A_1, un réseau dense de rhizomes capable de progresser dans toutes les directions à la vitesse de 1 m par an. Le développement sympodique de ce système conduit à l'émergence de pousses aériennes constituant d'abord un peuplement lâche à distribution contagieuse puis de plus en plus dense et tendant vers une distribution aléatoire. Cependant, le vieillissement s'accompagne d'une perte de fertilité et de vitalité des pousses aériennes conduisant au dépérissement par le centre des peuplements. Les masses d'organes aériens vivants, morts sur pied et de litière propres à *Calamagrostis* ont été évaluées respectivement à 238, 66 et 367 $g.m^{-2}$ de matière sèche dans un peuplement type en fin de période de croissance.

Les racines, dont la plus grande masse est concentrée dans l'horizon humifère A_1, pénètrent profondément dans les niveaux minéraux sous-jacents; leur progression vers le bas, suivie jusqu'à 1 m de profondeur, ne semble limitée que par la table de calcaire de Beauce. La distribution des biomasses racinaires, assez régulière à tous les niveaux est en relation avec l'abondance des ramifications, elle-même variable selon les horizons pédologiques : l'A_2, sableux, est relativement pauvre alors que la partie supérieure du B, argileux, montre un net enrichissement. La masse végétale hypogée a été estimée à 776 $g.m^{-2}$ (283 g de rhizomes et 493 g de racines) soit 2,6 fois la masse d'organes aériens vivants du même peuplement.

SUMMARY

Calamagrostis epigeios (L.) Roth, densely colonizes sometime extended surfaces in the clearing and cut-dow areas of Fontainebleau forest. In the humus-bearing, A_1 horizon, it spreads an extensive net of rhizome, which is able to advance in all directions, with an annual speed of 1 m. The sympodial development of this system leads to the emergence of aerial shoots forming first a loose stand with a contagious distribution, then becoming more and more dense and tending towards a random distribution. However the aging goes with loss of fertility and vitality of aerial shoots leading to the degeneration throughout center of the stands. At the end of the growth period the living aerial mass, the dead standing mass and the litter have been respectively estimated at 238, 66 and 367 $g.m^{-2}$ of dry matter in a sample stand.

The roots, essentially concentrated in the humus-bearing A_1 horizon, penetrate deeply into the subjacent mineral levels; their downward progression, followed until 1 m., seems to be limited only by the Beauce calcareous slab. The root biomass distribution, rather regular at all levels, is related to the abundance of branching which varies according to the soil horizons : A_2, sandy, is relatively poor, whereas the upper part of the clayey B horizon shows a clear enrichement in root biomass. The hypogeous plant mass has been estimated at 776 g . m^{-2} (283 g of rhizomes and 493 g of roots) which is 2,6 times the mass of living aerial organs in the same stand.

INTRODUCTION

Les écosystèmes forestiers de Fontainebleau – notamment ceux édifiés sur les « monts » – présentent, au cours de leur dynamique interne, un stade particulièrement critique lié à la disparition des grands arbres, que celle-ci résulte de causes naturelles comme dans les réserves biologiques, ou soit liée au rythme des exploitations. L'accroissement brutal du rayonnement énergétique solaire conduit, en effet, fréquemment au développement du « roseau des bois », *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., graminée sociale héliophile qui constitue des peuplements souvent très denses et parfois étendus où la régénération naturelle des espèces ligneuses est très difficile. Ces peuplements peuvent ainsi apparaître comme de véritables écosystèmes herbacés inclus dans les massifs forestiers; leur étude méritait donc d'être entreprise, comparativement à ces derniers.

Abordant ailleurs leur rôle dans l'économie de l'eau (FARDJAH, 1977) dans le cycle des bioéléments (FAILLE, 1977 *a*) et dans l'évolution de l'humus (FAILLE, 1977 *b*), nous nous proposons de décrire ici la structure des peuplements de roseau des bois.

CARACTÈRES ÉTUDIÉS ET MÉTHODES

Nos investigations ont porté sur :

1 . LA MORPHOLOGIE ET LA CROISSANCE DE *Calamagrostis*

A cette fin des observations ont été effectuées d'une part dans les conditions naturelles (peuplement situé en bordure de futaie sur sol ocre podzolique) et d'autre part sur des cultures réalisées au jardin du Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière d'Avon. L'espèce se propageant par des rhizomes, il a fallu déterrer ceux-ci sur la plus grande longueur possible; l'extrémité de certains d'entre eux avait été repérée une année auparavant afin d'en évaluer la croissance.

2 . LA STRUCTURE DE LA PARTIE AÉRIENNE DES PEUPLEMENTS

Celle-ci a été abordée sous trois aspects :

– en termes linéaires de stratification verticale par simple mesure des niveaux repérables;

– en termes de masses d'organes vivants et morts à différents niveaux. La production étant envisagée par ailleurs (FAILLE, 1977 *a*), un seul peuplement, choisi aussi représentatif que

possible, est étudié ici. La surface exploitée (4 m^2) était assez grande pour fournir une bonne estimation de la moyenne. Le matériel récolté fut pesé après séchage à 100°C, la litière ramassée au sol ayant été une fois sèche, débarrassée par tamisage des particules minérales adhérentes;

— du point de vue de la distribution horizontale des « pieds » ou touffes. Ceux-ci ont été dénombrés *in situ* dans cinq peuplements, selon un échantillonnage systématique constitué par une grille très allongée de placettes carrées de 25 cm de côté (méthode de GREIG-SMITH, rapportée par GOUNOT, 1969). Les pieds furent ensuite récoltés, séchés puis pesés.

3. LA STRUCTURE DE LA PARTIE SOUTERRAINE DES PEUPLEMENTS

Rhizomes et racines ont été récoltés dans cinq peuplements après creusement d'une fosse atteignant au minimum l'horizon B (50 à 70 cm) et, pour deux de ces peuplements, la table de calcaire de Beauce qui limite le profil vers le bas, à une profondeur de 80 cm à 1 m. L'échantillonnage, systématique, a consisté à tracer une grille de carrés de 10 cm de côté sur une des faces de la fosse. Les échantillons étaient prélevés soit sous forme de carottes, à l'aide d'un cylindre d'acier de 250 cm^3 enfoncé au centre de chaque carré; soit sous forme de cubes de 10 cm de côté découpés à l'aide d'une truelle. Les deux modes de prélèvement ont donné des résultats statistiquement comparables.

Les racines et les rhizomes ont été séparés de la terre par lavage au-dessus d'un tamis de maille de 2 mm puis séchés à 100° et pesés.

Les données obtenues, en relation avec les observations morphologiques effectuées *in situ*, nous ont permis d'étudier la répartition verticale des organes souterrains ainsi que leur distribution par niveaux.

Tous les peuplements que nous avons analysés, tant du point de vue des organes aériens que de celui des parties souterraines, sont établis sur le même type de sol : sol lessivé édifié à partir d'un substrat sableux de 70 cm à 1 m d'épaisseur reposant sur le calcaire de Beauce. L'un de ces peuplements a fourni les informations concernant à la fois les appareils aérien et souterrain; il nous permettra une estimation du rapport de ces deux parties et du stock total.

MORPHOLOGIE ET CROISSANCE DE *Calamagrostis*

L'implantation de *Calamagrostis epigeios* dans des stations éloignées de peuplements préexistants implique le transport des semences. Celles-ci, abondantes et légères, peuvent aisément être disséminées sur de grandes étendues; mais leur taux de germination est certainement très faible. Nous n'avons, en effet, jamais observé *in situ*, ni obtenu, tant au laboratoire qu'en conditions naturelles, de plantules de roseau des bois. La colonisation de nouveaux espaces pourrait donc n'être due qu'à quelques très rares individus dont la multiplication s'effectuerait essentiellement par voie végétative.

1. MORPHOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT DES ORGANES VÉGÉTATIFS

L'observation d'un grand nombre d'échantillons prélevés à diverses périodes de l'année permet de décrire la multiplication selon le mode suivant : le rhizome, à croissance plagiotrope, présente plus ou moins longtemps des feuilles réduites à de courtes écailles et des entre-nœuds relativement longs. Puis ceux-ci deviennent plus

courts, les feuilles s'allongent et, très vite, acquièrent une gaine qui se redresse en position verticale, cependant que des racines naissent aux nœuds (*fig.* 1 *a*). Une jeune pousse émerge bientôt de terre; sa base, formée de gaines foliaires emboîtées, simule une tige. Ultérieurement un ou plusieurs bourgeons axillaires (nous en avons compté jusqu'à cinq) se développent à la base de la partie redressée pour donner naissance à de nouveaux rhizomes (*fig.* 1 *b* et *c*) tandis que d'autres bourgeons peuvent, dès la première année, être à l'origine de nouvelles pousses aériennes. D'abord réduit à une pousse unique, le jeune « pied » [1] devient une touffe. Le développement sympodial des rhizomes est susceptible de conduire à la formation de plusieurs « pieds » au cours d'une même année et cela jusqu'à une date tardive : de jeunes pousses dressées, hypogées ou émergeant déjà de terre peuvent encore être observées au mois de décembre.

Les racines prennent naissance, pour la plupart, à la base même des « pieds »; elles constituent à partir de là un système fasciculé dense. Cependant quelques racines adventives peuvent se former sur le rhizome en l'absence de pousses verticales.

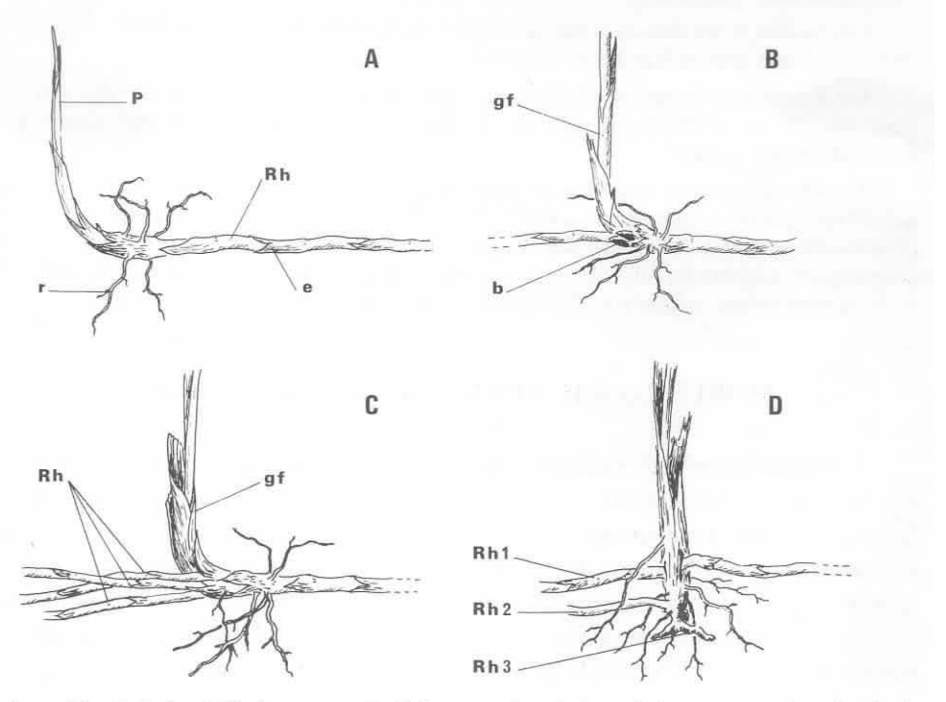


FIG. 1. — Morphologie et développement de *Calamagrostis epigeios* : A, jeune pousse dressée née de l'extrémité d'un rhizome; B, formation de bourgeons à la base d'une pousse verticale; C, pousse dressée ayant formé de nouveaux rhizomes; D, pied âgé dépérissant par sa base; b, bourgeons; e, écailles (feuilles rudimentaires); gf, gaines foliaires; P, pousse dressée; Rh, rhizomes plagiotropes (1, 2 et 3, de plus en plus âgés et profonds).

(1) Nous conviendrons désormais d'appeler « pied » l'ensemble né initialement de l'extrémité d'un rhizome et qui peut comporter une seule ou plusieurs pousses aériennes.

Le vieillissement d'un « pied » s'accompagne de la dégénérescence des parties inférieures. Auparavant de nouveaux organes se sont formés au-dessus du niveau du rhizome initial : pousses dressées, racines prenant naissance sur ces dernières, rhizomes enfin. Deux ou trois étages de rhizomes horizontaux, issus d'un même « pied » peuvent alors coexister avant que les parties inférieures aient disparu (*fig.* 1 *d*).

2. Croissance et propagation

Afin de suivre le mode et la vitesse de propagation du roseau des bois, nous avons d'une part repéré les dernières pousses visibles en novembre 1974 en bordure d'un peuplement jeune et d'autre part repiqué au jardin, en mars 1975, des « pieds » (fragments de rhizomes munis de racines et portant deux ou trois pousses dressées) prélevés *in situ*. Les résultats de la croissance ont été observés en septembre 1975.

In situ, en raison de conditions localement peu favorables (sol ocre podzolique, proximité d'arbres portant ombrage en début et en fin de journée), la croissance fut assez faible. Certains rhizomes n'avaient donné naissance qu'à un seul pied. Plusieurs d'entre eux, cependant, en avaient formé deux et parfois, initié un troisième, démontrant ainsi la capacité de *Calamagrostis epigeios* à former plusieurs « pieds » au cours d'une même année. Une seule pousse dressée avait donné naissance à deux rhizomes, conduisant à la longueur maximale de rhizome formé au cours de l'année : 45 cm.

Au jardin, sur sol sableux ayant été antérieurement travaillé et sous éclairement maximal, la croissance fut beaucoup plus active. Nous avons récolté huit échantillons sur lesquels furent dénombrés les apex de rhizomes, encore horizontaux ou ayant initié des pousses verticales demeurées hypogées, les jeunes pieds épigés et, dans le cas de touffes, le nombre de pousses de celles-ci. Nous avons également mesuré la longueur totale des rhizomes formés ainsi que celle du rhizome le plus long qui traduit assez bien la progression au sol. Le tableau I donne, pour ces grandeurs, les valeurs minimales

Tableau I

Croissance au jardin de Calamagrostis epigeios *au cours d'une saison de végétation* (mars à septembre 1975) [Mesures effectuées sur 8 échantillons]

Grandeurs mesurées	Nombre d'apex	Nombre de pieds	Nombre de pousses	Longueur totale de rhizomes (m)	Rhizome le plus long (m)
Minimum........	7	5	7	3,20	0,80
Moyenne........	10	8	14	4,36	1,10
Maximum.......	13	11	23	5,80	1,50

moyennes et maximales relevées. On voit que dans de bonnes conditions de sol et d'exposition *Calamagrostis epigeios* est susceptible d'une croissance exubérante. L'élongation maximale d'un rhizome, de l'ordre du mètre, au cours d'une saison de végétation correspond assez bien à la vitesse de propagation que nous avons pu observer *in situ* dans les cas de peuplements bien exposés sur sol lessivé à humus de type mull.

La croissance des échantillons récoltés à l'automne 1975 avait été rapide, mais nettement orientée dans une direction privilégiée : celle que nous avions donnée aux rhizomes lors du repiquage. L'exploitation, en octobre 1976, des plantes restées en place a montré un développement pluri directionnel des rhizomes (*fig.* 2) beaucoup plus conforme au mode d'extension des peuplements *in situ*. Notons cependant que la croissance fut relativement réduite au cours de cette seconde année, vraisemblablement en relation avec les conditions de sécheresse exceptionnelle qui ont caractérisé l'été 1976.

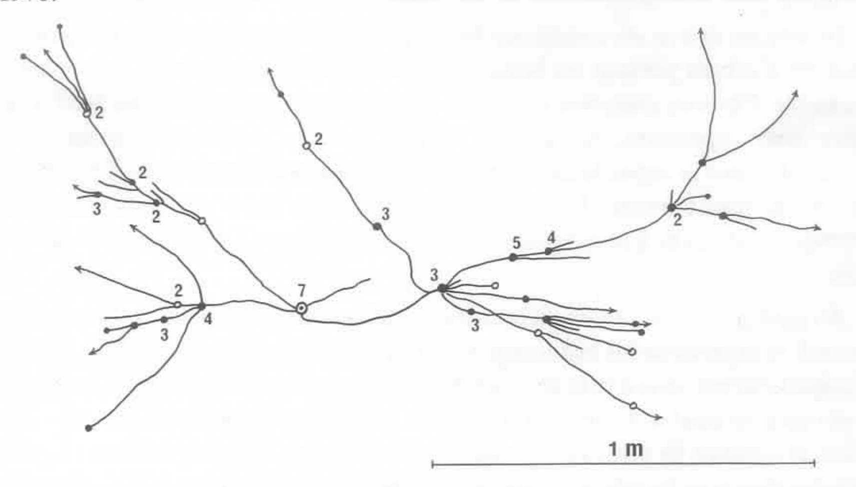


FIG. 2. – Extension horizontale des rhizomes de *Calamagrostis* (culture en jardin de mars 1975 à novembre 1977); ⊙ pied introduit; ● pied (ou pousse simple) vivant au moment de la récolte; ○ pied (ou pousse simple) mort. Les chiffres indiquent le nombre de pousses par pied quand il est supérieur à 1. L'extrémité des rhizomes montre, soit un bourgeon à croissance plagiotrope (flèche), soit une pousse dressée (point); l'absence de figuration indique une fracture, soit ancienne, soit due à un accident à la récolte.

STRUCTURE AÉRIENNE DES PEUPLEMENTS

1. STRATIFICATION VERTICALE

La croissance et la mortalité des feuilles de *Calamagrostis epigeios* sont à peu près continues tout au long de l'année. Celles-ci demeurent toutefois peu nombreuses et de petite taille en période hivernale et même au printemps, jusque vers le mois de juin où semblent être atteints à la fois le maximum de production d'organes végétatifs et la plus

grande longueur de feuilles. La plante entre alors en période d'épiaison. De nouvelles feuilles continuent à se former pendant la croissance des panicules et même longtemps après; le maximum de biomasse est en effet atteint vers le mois de septembre, cependant que la floraison a lieu généralement de la première quinzaine de juillet à la première semaine d'août. La masse de feuillage formé au cours de l'été ne jaunit qu'assez tardivement, vers la fin de novembre ou même en décembre, et se maintient sur pied pendant un temps très long.

Strates et dimensions linéaires

En fin de période de croissance de nombreuses feuilles sèches de l'année précédente n'ont pas encore été incorporées à la litière au sol; elles constituent, mêlées et enchevêtrées avec les feuilles nées et mortes au début de l'année une couche épaisse et très lâche superposée à la litière appliquée sur le sol. Les peuplements de roseau des bois présentent alors une stratification très nette en quatre étages. Des mesures effectuées dans quatre peuplements bien développés, situés dans une parcelle coupée à blanc sur sol lessivé permettent d'en donner les hauteurs moyennes suivantes :

Panicules.............................. 110 cm
Feuilles vertes......................... 80 cm
Feuilles mortes sur pied................ 40 cm
Litière................................ 2 à 5 cm

Masses d'organes à différents niveaux

Nous avons évalué, dans un de ces peuplements bien développés, les masses d'organes vivants, d'organes morts sur pied et de litière au sol. S'il est aisé de séparer les organes sur pied (morts ou vivants) de *Calamagrostis* de leurs homologues appartenant aux espèces compagnes, il devient impossible de faire la distinction au niveau des litières; celles-ci peuvent en outre comporter des débris de bois antérieurs à la coupe.

Aussi n'avons-nous pu mesurer que la masse totale de litière au sol. Les résultats de ces mesures, exprimés en $g.m^{-2}$ figurent au tableau II.

TABLEAU II

Matière végétale épigée ($g.m^{-2}$) *mesurée en septembre dans un peuplement jeune de* Calamagrostis

Espèces	Calamagrostis	Calamagrostis	Total
Vivant	238	65	303
Mort sur pied	66	46	112
Litière au sol	582		582
Matière sèche totale			997

Divers auteurs, dont JENNY (1949) et OLSON (1963) ayant établi des relations entre la production, la masse de litière au sol et la décomposition, il est possible de calculer la quantité de litière propre à *Calamagrostis epigeios*.

Selon OLSON, dans un système en équilibre, le coefficient de décomposition est donné par les relations : $k=L/X$ (L=apports et X=stock au sol) en cas d'apports réguliers et continus et $k'=L/T$ (où T représente le stock immédiatement avant l'apport L) si les apports sont périodiques; cette dernière équation est équivalente à celle de JENNY : $k'=A/(F+A)$. Les coefficients k et k' sont reliés par l'équation $k'=1-e^{-k}$; l'étude de la décomposition en absence d'apports permet de déterminer k, la litière perdant la moitié de son poids en un temps $t_{0,5}=e^{-k}=0{,}693/k$.

Dans les peuplements de roseau des bois, les apports, bien que continus, présentent une nette périodicité. Nous sommes donc amenés, admettant un système en équilibre, à envisager la relation $k'=A/(F+A)$. Les apports annuels (A) peuvent être aisément évalués; DURANTON (1969) a en effet montré, par application de la méthode de WIEGERT et EVANS (1964) à des peuplements comparables à celui que nous étudions, que la production égale sensiblement la biomasse en fin de croissance augmentée de 20 % de sa valeur, représentant ce qui est né et mort au cours de l'année. L'étude de la décomposition des litières (FAILLE, 1977 *a*) nous a conduit à estimer à 15 mois le temps de demi-décomposition

Nous donnons ci-dessous les éléments du calcul du stock de litière de *Calamagrostis* sur la base des masses d'organes indiquées au tableau II.

1. Biomasse maximum....................................... 238 g.m^{-2}
2. Organes nés et morts au cours de l'année (20 % de 1)....... 48 g.m^{-2}
3. Apports annuels (production aérienne) 1 + 2................ 286 g.m^{-2}
4. Organes morts sur pied des années antérieures (66-48)........ 18 g.m^{-2}
5. Litière totale de *Calamagrostis* (au sol + mort sur pied)......... x + 18 g.m^{-2}
6. Temps de demi-décomposition : 15 mois, soit.............. 1,25 année
7. Coefficients de décomposition :
   $k = 0{,}693/1{,}25$.. 0,554
   $k' = 1-e^{-0{,}554}$.. 0,426

L'application de la formule de JENNY fournit :

$$0{,}426=\frac{286}{x+18+286} \qquad \text{d'où} \quad x=367\ \mathrm{g\,.\,m^{-2}}.$$

La masse totale de matière végétale épigée du peuplement est de l'ordre de 10 t.ha^{-1}; *Calamagrostis* en représente 67 % dont 24 sous forme vivante, 6, mort sur pied et, a-t-on estimé, 37 à l'état de litière au sol.

Les valeurs, obtenues ici dans un seul peuplement sont corroborées par celles que nous avons données précédemment (FAILLE, 1977 *a*) en ce qui concerne la biomasse; par des mesures effectuées dans d'autres peuplements par FARDJAH pour la masse totale de litière. Le peuplement présenté ici peut donc être considéré comme parfaitement représentatif.

2. DISTRIBUTION HORIZONTALE

Cinq peuplements de *Calamagrostis* ont été analysés en dénombrant les « pieds », les pousses, les panicules et en évaluant après séchage la biomasse. L'échantillonnage fut réalisé selon la méthode des grilles de placettes en adoptant une disposition très allongée. Les données ainsi obtenues renseignent :

– dans tous les cas sur la distribution statistique des densités au cœur des peuplements;

– pour trois stations sur la variation le long d'un transect incluant au moins une bordure.

a) *Distribution statistique*

Le nombre de « pieds » par placette, très différent d'un peuplement à l'autre est également fort variable au sein d'un même peuplement (tableau III). Dans quatre cas

TABLEAU III

Variation de la densité (nombre de pieds par placette 25 × 25 cm) *dans les peuplements de* Calamagrostis; 1, 2, 3, *peuplements de clairières, en réserve biologique;* 4, 5, *peuplements à découvert* (en parcelle coupée à blanc)

Peuplement	1	2	3	4	5
Moyenne.	7,08	14,00	9,02	20,21	15,74
Variance.	7,27	31,50	23,33	23,91	27,22

sur cinq le rapport variance/moyenne est significativement supérieur à 1, ce qui traduit une distribution des pieds de type contagieux. Le mode de propagation de l'espèce est évidemment à l'origine d'une telle distribution et celle-ci est assez bien matérialisée sur le terrain dans les cas de peuplements à très faible densité (très jeunes ou peu développés par suite de conditions défavorables).

Le rapport $S^2/\bar{x}$ varie cependant dans de fortes proportions d'un peuplement à l'autre. Pour l'un d'eux (1) il n'est pas significativement différent de l'unité, ce qui traduit une distribution de type aléatoire. Il est vraisemblable que des différences dans la croissance sont à l'origine de ces variations : l'initiation d'un grand nombre de rhizomes, liée à l'extension pluri directionnelle de ceux-ci conduit nécessairement à l'occupation par de nouveaux « pieds » des places initialement vides. De contagieuse, la distribution des pieds tend ainsi à devenir aléatoire.

b) *Variation à travers les peuplements*

La progression des peuplements de roseau des bois est sensiblement centrifuge à partir d'un point initial de colonisation. Les pieds périphériques sont donc tous jeunes

alors que la plupart de ceux croissant au centre sont âgés; la variation le long d'un transect peut ainsi être mise en relation avec l'âge. Des résultats très comparables ont été obtenus pour les trois peuplements étudiés en ce sens. Nous donnerons ceux fournis par le plus ancien qui a montré les variations les plus accentuées.

Développé à l'ouest d'une vaste clairière naturelle ouverte dans une parcelle en réserve biologique intégrale, ce peuplement reçoit le rayonnement solaire direct jusqu'au début de l'après-midi. La lisière de la futaie a limité sa progression vers l'ouest et le sud-ouest, cependant qu'il pouvait s'étendre librement vers l'est et le nord-est. Il forme ainsi une plage sensiblement circulaire d'une dizaine de mètres de diamètre que nous avons analysée selon un transect Est-Ouest comportant quatre lignes parallèles et contiguës de 40 placettes 25 × 25 cm chacune.

— *Variation des densités* (fig. 3 *a*)

Le nombre de pieds par placette, faible en bordure Est, croît rapidement et assez régulièrement sur les deux ou trois premiers mètres, beaucoup plus lentement ensuite

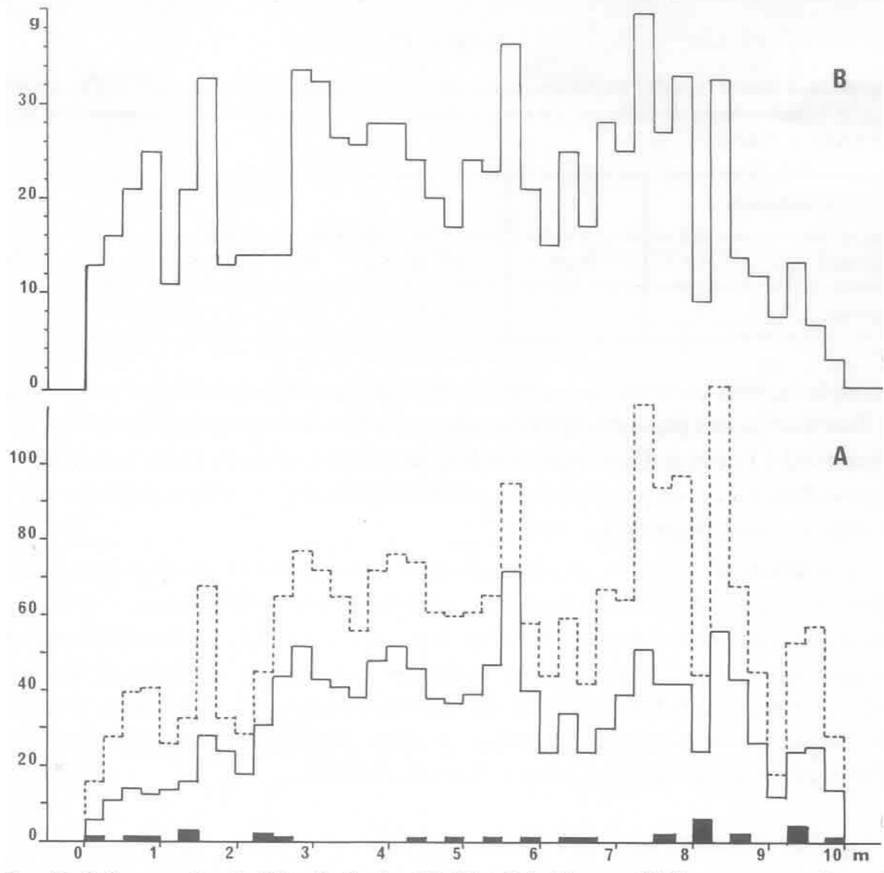


FIG. 3. — Variation, par placette 100 × 25, des densités (A) et de la biomasse (B) à travers un peuplement âgé de *Calamagrostis*. Les densités sont exprimées en nombre de pieds (traits pleins), de pousses (pointillés) et de panicules (rectangles noirs).

pour atteindre un maximum entre 5 et 6 m, donc vers le centre du peuplement. Il décroît ensuite très irrégulièrement sur 2 ou 3 m puis marque une chute brutale sur la limite Ouest, en bordure de la futaie. Plus ou moins régulière dans son ensemble, la courbe est surtout affectée par une dépression vers son milieu (entre 6 et 7 m).

La variation spatiale du nombre de pousses par placette se traduit par une courbe dont la dissymétrie très accusée reflète la différence des conditions d'exposition entre les deux extrémités du transect. Un minimum relatif de densité s'observe encore entre 6 et 7 m.

La densité des panicules, toujours assez faible ici, ne permet pas de traduire clairement sur le graphique la couronne que ceux-ci dessinaient *in situ* à la périphérie du peuplement. On notera cependant l'existence de placettes plus fertiles vers les extrémités du transect. Une variation beaucoup plus accusée de la densité des inflorescences a été observée sur une plantation (6 × 6 m) effectuée au jardin, en avril 1972, par repiquage en densité homogène. Le peuplement ainsi constitué fut étudié en septembre 1975. Le nombre de panicules par placette 50 × 50 cm est passé de 75 sur un côté jouxtant une surface de sol nu à un maximum de 6 dans les placettes suivantes dont plusieurs étaient entièrement stériles; sur la bordure opposée, contiguë à une pelouse, on comptait 25 panicules par placette.

— *Variation de la biomasse*

Malgré ses analogies évidentes avec celles des densités la courbe qui traduit les variations de la biomasse (*fig.* 3 *b*) se distingue des précédentes à la fois dans son contour général et dans ses irrégularités. Après un accroissement presque continu entre 0 et 1,50 m, on observe une succession de pics dont les sommets s'alignent sur une droite en pente très douce. La décroissance s'amorce vers 7,50 m; elle est assez régulière. Le contour général de la courbe est ainsi presque symétrique; il semble en outre traduire une sorte de palier à 35 g environ de matière sèche par placette. Les irrégularités de la courbe, parfois plus accusées et surtout plus amples que dans le cas des densités font apparaître plus nettement une zone dépressive centrale.

— *Vieillissement de Calamagrostis*

Les résultats que nous venons de rapporter semblent corroborer des observations déjà anciennes de Cl. JACQUIOT (communication orale) sur le dépérissement par le centre de vieux peuplements de roseau des bois. Toutefois, les fluctuations des courbes peuvent être aléatoires et l'insuffisance de répétitions nous interdit tout test statistique de contrôle. Nous avons donc cherché à apprécier par d'autres critères une éventuelle dégénérescence des organes aériens âgés.

Les rapports au nombre de pieds, des nombres de panicules, de pousses et des biomasses nous paraissent traduire assez clairement une perte de fertilité et de vitalité au cours du veillissement :

le nombre d'inflorescences pour 100 pieds (*fig.* 4 *a*) est maximal en bordure des peuplements, très faible, voire nul en leur centre. Cette variation est très accusée dans les trois peuplements étudiés;

le nombre de pousses par pied (*fig.* 4 *b*) montre une variation du même ordre; elle est toutefois moins prononcée et ne se manifeste que dans deux des trois peuplements étudiés. Rappelons que ceux-ci sont d'âges différents et que les phénomènes sont plus accentués dans le plus âgé;

la biomasse des pieds enfin (*fig.* 4 *c*) est toujours réduite dans les parties âgées. Son évolution est liée soit à celle du nombre de pousses, soit à une variation du poids propre de ces pousses, soit aux deux simultanément.

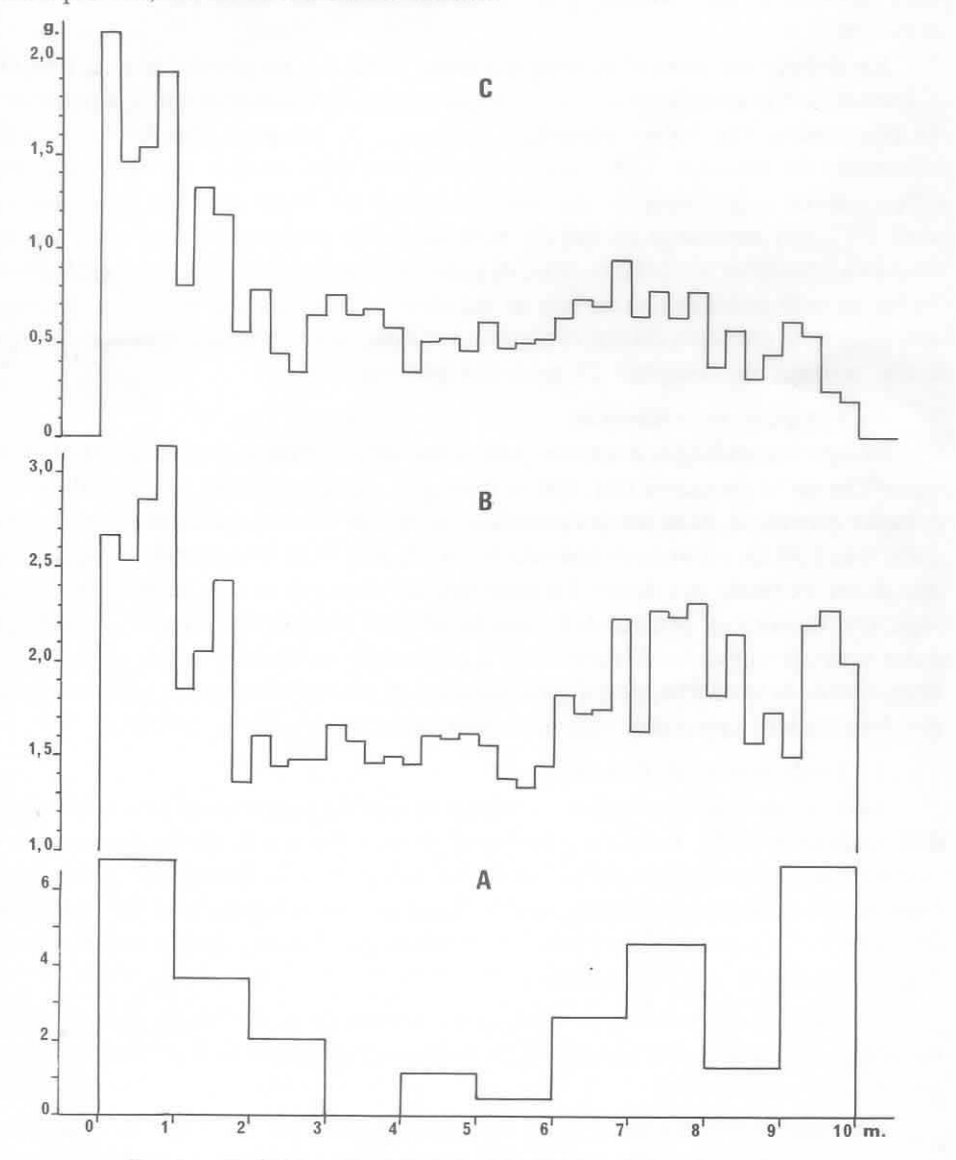


FIG. 4. — Variation, à travers un peuplement âgé de *Calamagrostis* de : A, nombre de panicules pour 100 pieds; B, nombre de pousses par pied; C, biomasse aérienne par pied.

Le vieillissement des peuplements de *Calamagrostis* s'accompagne ainsi d'une réduction de la fertilité et de la productivité des pieds centraux les plus âgés.

Alors que la densité au sol des inflorescences reflète assez précocement la perte de fertilité, la biomasse par unité de surface demeure plus longtemps constante : l'émission de nouveaux pieds dans les parties centrales d'un peuplement compense un certain temps la perte individuelle de vitalité. Un affaiblissement du pouvoir de multiplication végétative et la mort des plus vieux pieds conduirait ultérieurement à la création de vides au cœur des peuplements où ne se rencontrent plus qu'un nombre réduit de pieds chétifs et stériles.

STRUCTURE DE L'APPAREIL SOUTERRAIN

Les organes souterrains (rhizomes et racines) de *Calamagrostis* ont été étudiés essentiellement en termes de biomasses. Cependant, nous avons tenté également une autre approche en évaluant la densité des racines sur le front d'une tranchée.

1. Rhizomes

Les rhizomes du roseau des bois se développent généralement vers la base de l'horizon humifère. Bien que l'observation morphologique ait révélé qu'ils pouvaient s'étager sur plusieurs niveaux, ils sont en très grande majorité localisés dans les 5 premiers centimètres et ne dépassent qu'exceptionnellement le niveau -10 cm.

Le tableau IV donne, pour cinq peuplements, les moyennes et indices de dispersion des valeurs de biomasse obtenues, dans le niveau 0-10 cm, à partir de dix prélèvements de 1 dm^2 de surface. La biomasse des rhizomes varie de plus du simple au double, même entre peuplements voisins; sans doute existe-t-il entre ceux-ci des différences d'âge. La dispersion des mesures au sein des peuplements est relativement constante, à l'exception du n° 1. Le rapport $S^2/\bar{x}$, nettement inférieur à l'unité dans les

Tableau IV

Distribution des biomasses de rhizomes dans les peuplements de Calamagrostis (grammes par décimètre carré dans le niveau 0-10 cm); 1 *à* 4, *peuplements voisins en parcelle coupée à blanc ;* 5, *peuplement de clairière en réserve biologique.*

Peuplement	1	2	3	4	5
Moyenne ($\bar{x}$)...........	1,21	1,37	1,58	2,95	1,81
Variance (S^2)...........	1,76	0,41	0,28	0,43	0,34
$S^2/\bar{x}$..................	1,45	0,30	0,18	0,34	0,23

peuplements 2 à 5 conduit à envisager là une distribution régulière des rhizomes. Ceux-ci auraient donc colonisé de manière homogène tout l'espace disponible. Le peuplement n° 1 avec un rapport $S^2/\bar{x}$ supérieur à l'unité présente au contraire une distribution de ses rhizomes de type contagieux qui refléterait un stade de développement moins avancé (peuplement plus jeune ou conditions localement défavorables).

2. Racines

a) *Biomasse*

La variation de biomasse avec la profondeur est assez comparable pour les six peuplements étudiés : très élevé près de la surface (0-5 cm), le poids de racines décroît d'abord rapidement puis de plus en plus lentement pour se stabiliser sur 20 à 30 cm à la base de l'horizon A_2. En général une augmentation plus ou moins prononcée apparaît ensuite dans la partie supérieure de l'horizon B au sein duquel le poids de racines diminue de nouveau. Nous donnons (*fig.* 5) les courbes relatives à 2 profils extrêmes quant à l'accroissement au niveau de l'horizon B.

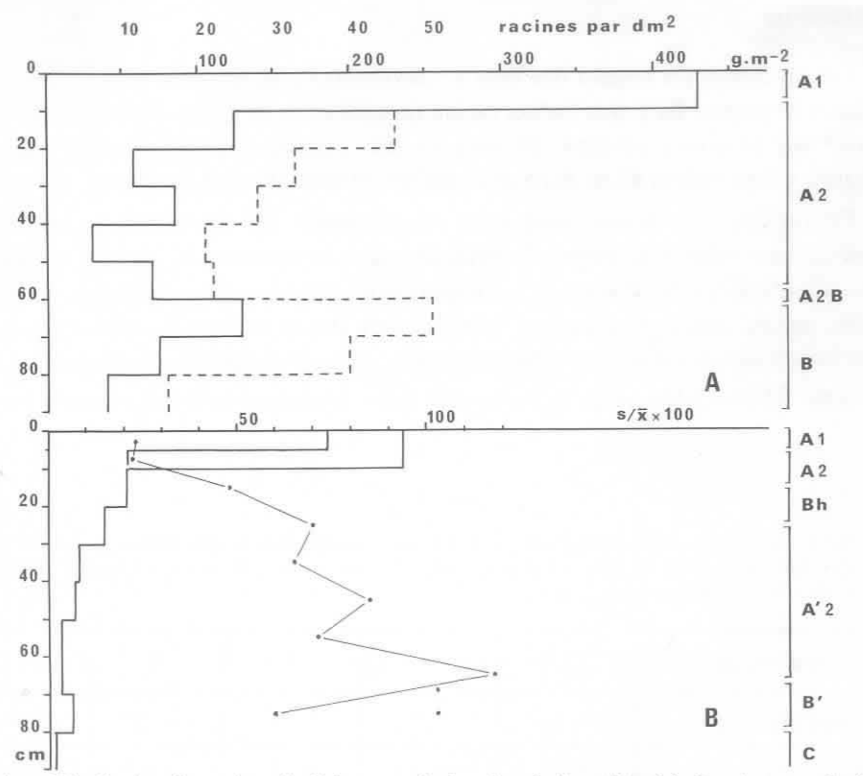


Fig. 5. — Distribution des racines de *Calamagrostis* dans le sol. (A, sol lessivé; B, sol ocre podzolique); ——, biomasses en g . m^{-2}; - - - -, densité (nombre de racines par décimètre carré sur le front du profil); <, indice de dispersion ($S/\bar{x} \times 100$).

b) *Densité par unité de surface*

Le dénombrement des racines apparaissant sur le front d'une tranchée est une opération relativement simple et rapide au niveau des horizons minéraux. Dans l'horizon humifère par contre, la densité et l'enchevêtrement des racines ainsi que l'abondance de débris divers rendent tout comptage impossible. Nous donnons (*fig.* 5) les résultats obtenus sur un profil entre −10 et −90 cm. La densité décroît rapidement dans tout l'horizon A_2 (−10 à −60 cm environ) pour augmenter ensuite brusquement au niveau supérieur de l'horizon B. Dans ce dernier la densité s'abaisse très vite. La correspondance entre la courbe de densité et celle du poids de racines d'un même profil, assez bonne dans l'ensemble, n'est cependant pas parfaite; le niveau 30-40 montre un accroissement de poids alors que la densité diminue. Des variations de la grosseur moyenne des racines sont vraisemblablement responsables de telles divergences.

c) *Dispersion des mesures et distribution des racines*

La dispersion des mesures de biomasse suggère toujours une distribution régulière ($S^2/\bar{x} < 1$); elle varie cependant d'un niveau à l'autre et doit refléter des différences dans la répartition des racines. Nous avons tenté de mettre en parallèle la dispersion des mesures (*fig.* 5) et la morphologie du système racinaire (*fig.* 6).

Les nombreuses racines fasciculées qui prennent naissance à la base des pieds s'étalent largement dans l'horizon A_1 et la partie supérieure de A_2. Elles forment un réseau dense à l'homogénéité duquel contribuent les quelques racines adventives nées sur les rhizomes. Au niveau 0-10 cm le coefficient de variation est de l'ordre de 25 % dans les cinq peuplements analysés.

Quelques racines plus grosses, nées à la base des touffes aériennes s'enfoncent verticalement dans l'horizon A_2 où elles se ramifient peu. Leur distribution doit donc là refléter celle des pieds et paraître moins régulière. Tout en présentant des fluctuations parfois importantes, le coefficient de variation augmente effectivement dans l'horizon sableux.

Ce coefficient diminue ensuite vers la base des profils alors qu'on atteint l'horizon B. Les quelques racines qui sont parvenues jusqu'à ce niveau émettent dans l'argile des ramifications à la fois plus abondantes et plus longues que dans le sable; elles tendent ainsi à coloniser cet horizon de manière plus homogène.

De très rares racines parviennent à traverser entièrement l'horizon B. Elles peuvent se ramifier à nouveau lorsqu'existe un limon calcaire sous-jacent, mais les radicelles demeurent assez courtes et la colonisation est très sporadique. L'un des profils présentait un tel niveau, on y a observé un nouvel accroissement du coefficient de variation.

La présence de veines ocres dans l'horizon A_2 conduit généralement les racines à se ramifier; on peut voir là l'origine des fluctuations du coefficient de variation qu'on observe dans certains profils.

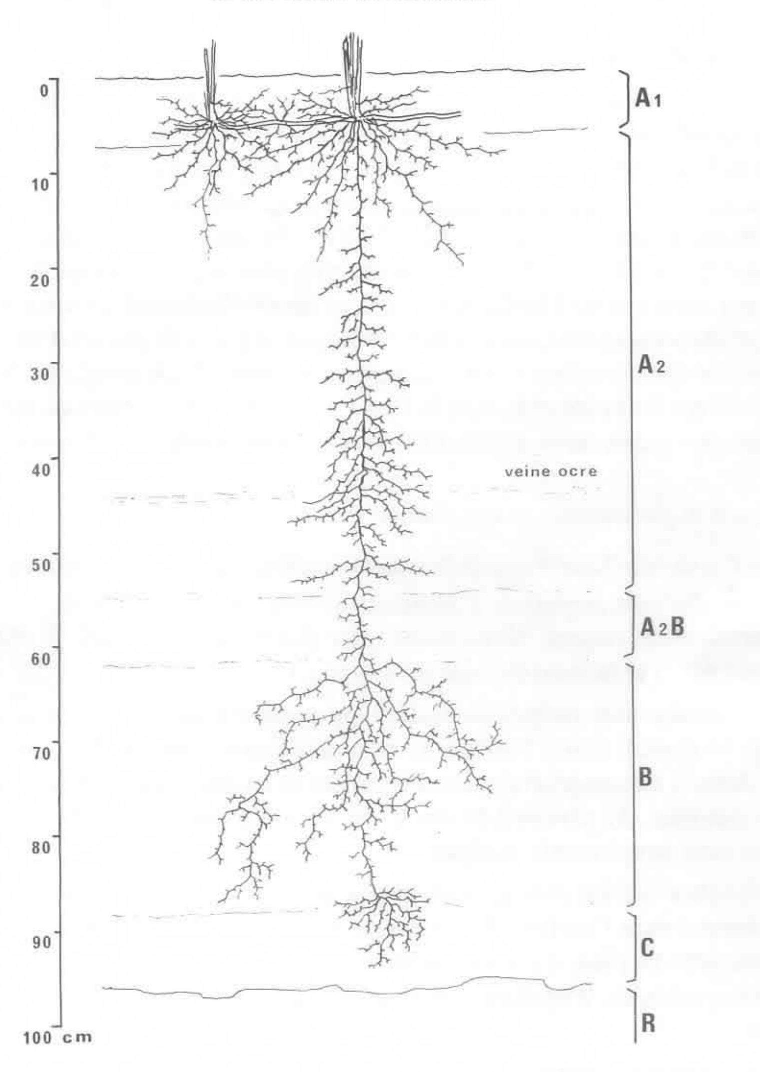


FIG. 6. – Morphologie du système racinaire de *Calamagrostis epigeios* (sol lessivé).

3. MASSE VÉGÉTALE SOUTERRAINE

Ayant fourni plus haut une estimation de la masse épigée de *Calamagrostis*, nous avons tenté, dans le même peuplement, d'évaluer la masse hypogée. Deux obstacles majeurs s'opposent cependant à une détermination précise :

– il est impossible de distinguer morphologiquement les racines fines du roseau des bois de celles des espèces herbacées compagnes;

– très peu de racines peuvent être reconnues de manière sûre comme mortes; elles doivent se décomposer rapidement et être incorporées à la matière organique du sol.

Nous ne pouvons donc fournir qu'une évaluation globale de la masse d'organes souterrains du peuplement. Au tableau V figurent les valeurs obtenues après déduction du poids de cendres (respectivement 5, 13,4 et 26,5 % des masses de rhizomes, de racines superficielles (0 à -10 cm) et de racines profondes (-10 à -80 cm).

La masse végétale totale du peuplement étudié atteint près de 1,8 t.ha^{-1} dont 44 % dans le sol. Si l'on admet une décomposition rapide des organes souterrains morts, la masse mesurée (776 g.m^{-2}) est essentiellement une biomasse. On peut alors évaluer à 2,6 le rapport Biomasse hypogée/Biomasse épigée.

TABLEAU V

Matière organique des organes souterrains (g.m²) *d'un peuplement de* Calamagrostis

Niveaux	Rhizomes	Racines	Totaux
0-10..................	280,2	269,1	549,3
10-20..................	2,8	109,6	112,4
20-30..................	0	29,9	29,9
30-40..................	0	13,5	13,5
40-50..................	0	16,8	16,8
50-60..................	0	10,3	10,3
60-70..................	0	16,6	16,6
70-80..................	0	27,2	27,2
TOTAL..............	283,0	493,0	776,0

DISCUSSION

Le roseau des bois, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. colonise densément des surfaces plus ou moins étendues dans les clairières et les coupes de la forêt de Fontainebleau. Son implantation dans une nouvelle station, parfois éloignée de peuplements préexistants, suppose le transport des légères semences plumeuses qu'il émet en très grand nombre. Cependant, nous n'avons pas pu obtenir, même en conditions naturelles, la germination des caryopses et l'on peut admettre que la colonisation de nouveaux espaces découverts n'est le fait que de quelques très rares plantules. Un extraordinaire pouvoir de propagation des rhizomes sympodiaux assure l'extension ultérieure des peuplements; en quelques années une surface de plusieurs dizaines de mètres carrés peut être couverte et une phytocénose herbacée s'est ainsi substituée localement à la forêt.

Ayant précédemment envisagé le rôle du roseau des bois dans le cycle de la matière organique et des bioéléments majeurs, nous avons vu que, par rapport à la futaie voisine, ces peuplements se caractérisent par une moindre productivité et une plus lente décomposition des organes aériens, donc par un ralentissement du turnover au niveau épigée (FAILLE, 1977 *a*). L'étude de l'influence sur l'humus (FAILLE, 1977 *b*) a permis de montrer un enrichissement en bases et un accroissement de la porosité favorables à l'activité biologique et, notamment, à la minéralisation des composés humiques. Si le taux de matière organique de l'horizon A_1 est ainsi maintenu constant en dépit des apports, cette matière nous a paru fréquemment être incorporée plus intimement et plus profondément à la fraction minérale. Le fonctionnement des peuplements de *Calamagrostis* diffère donc très sensiblement de celui de la forêt et permet de les envisager comme de véritables écosystèmes autonomes. L'abondance et la distribution des racines dans le sol contribuent certainement de manière importante, voire prépondérante, à l'originalité de ces systèmes. Outre leur rôle, déjà évoqué, au niveau des caractères physico-chimiques et biologiques de l'humus, les racines ne sauraient manquer d'influencer profondément le régime hydrique du sol et l'un de nous (FARDJAH) s'est particulièrement consacré à ce problème.

Nous avons précédemment montré (FAILLE, 1977 *a*) que par leur productivité, les peuplements de roseau des bois se rapprochent des grandes formations herbacées continentales (prairie américaine et steppe russe) mieux que de toute autre. Par ailleurs, il ressort de travaux soviétiques récents (BILYK et TKACHENKO, 1972; MAKHMETOV, 1974) que *Calamagrostis epigeios* est une composante normale et parfois abondante (près de 20 %) de la flore des steppes d'U.R.S.S. La connaissance de la structure des peuplements de roseau des bois nous permet aujourd'hui de contrôler et de préciser cette comparaison. DUVIGNEAUD (1974) distingue deux grands types d'écosystèmes herbacés : « les *Duriprata* (steppes, pelouses ou savanes dont la dureté des feuilles est assurée par l'abondance de tissus mécaniques et d'épidermes silicifiés à cuticule épaisse) et les *Molliprata* (Sempervirentiherbosa) : prés toujours verts à feuilles érigées grâce à leur turgescence (tissus mécaniques peu abondants) ». Nos peuplements de *Calamagrostis* appartiennent indiscutablement au premier type.

« Dans la steppe, la phytomasse aérienne meurt totalement dans l'année et constitue un mulch abondant; cependant, la transformation en humus est lente, de sorte qu'une partie importante du mulch subsiste les années suivantes, en un tapis de feuilles et chaumes desséchés que percent au printemps les nouvelles feuilles et tiges. »

Cette description de DUVIGNEAUD s'applique presque parfaitement aux peuplements de *Calamagrostis*; ceux-ci apparaissent ainsi comme des écosystèmes à tendance steppique succédant localement et temporairement à la forêt.

BIBLIOGRAPHIE

BILYK H. L. et TKACHENKO, V. S., 1972. — Contemporary state of vegetative cover of the reservation Mikhaïlovska Tselina in the Sumy region. *Ukr. Bot. Zh.*, **29** (6), 696-702 (in Biological Abstracts).

DURANTON J. F., 1969. — Mesure de la production primaire dans les formations herbacées naturelles. Rapport de stage D.E.A., Université Paris-Sud, Orsay, 26 p.

DUVIGNEAUD, 1974. — La synthèse écologique. Doin, Paris, 296 p.

FAILLE A., 1977 *a*. — Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. I. Rôle dans le cycle de la matière organique et des bioéléments majeurs. *Bull. Ecol.*, Paris (sous presse). 1977 *b*. — Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. II. Influence sur quelques caractères des humus et leurs activités microbiennes. *Rev. Écol. et Biol. Sol*, 14 (2), 289-306.

FARDJAH M.,1977. — Dydamique comparée de l'eau du sol sous futaie de hêtre et en clairière à *Calamagrostis epigeios* en forêt de Fontainebleau. Thèse Doct. Ing., Université Paris-XI, Orsay.

GOUNOT M., 1969. — Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie, Paris, 314 p.

JENNY H., GESSEL S. P. et BINGHAM F. T., 1949. — Comparative study of decomposition of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil. Sci.*, **68**, 419-432.

MAKHMETOV B. B., 1974. — A method of determining the number of small roots in the underground phytomass of meadow cenoses. *Ekologiya*, **5** (5), 97-98 (in *Biological Abstracts*).

OLSON J. S., 1963. — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 322-331.

WIEGERT R. G. et EVANS F. C., 1964. — Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in south-eastern Michigan. *Ecology*, **45**, 49-63.